

ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПАРАМЕТРОВ ВОЗБУДИМОСТИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ НЕРВОВ

Г. Д. Головачев

Успешное развитие сопредельных разделов генетики и биохимии по аналогии дает основание полагать, что весьма перспективным может оказаться использование генетических методов при изучении некоторых элементарных физиологических процессов. С этой точки зрения интересен как для нейрогенетики, так и для цитофизиологии анализ наследования порогов возбудимости к одиночным мгновенно и градуально нарастающим стимулам.

В настоящей работе рассматриваются результаты опытов по характеру наследования порогов возбудимости двигательных нервных волокон седалищного нерва у двух линий кур — леггорн и австралорп и их гибридов. Анализ наследования порогов возбудимости производили по принятой при изучении наследования количественных признаков схеме с применением в первом поколении (F_1) реципрочных скрещиваний и во втором поколении обратных скрещиваний (F_2). Контролем для F_1 и F_2 служили чистопородные леггорны и австралорпы одного вывода и являвшиеся полусибсами по отцу. Всего было изучено 400 особей по 25 животных в среднем в каждой комбинации, причем на каждой особи производилось одинаковое количество измерений.

Методика опыта была следующей. Платиновые электроды с межэлектродным расстоянием в 6,0 мм непосредственно накладывались на отпрепарированный левый седалищный нерв в условиях строгой фиксации животных и глубокого эфирного наркоза. Последнее обеспечивало достаточно надежное определение конституционных параметров возбудимости (Насонов и Розенталь, 1956; Головачев, 1964б). В качестве стимулятора использовался генератор напряжения с шунтом в 100 см (Веренинов, 1959, 1960) или аккомодометр с внутренним сопротивлением в 50 ком. Пороги возбудимости определялись мгновенно нарастающими одиночными стимулами продолжительностью от $4 \cdot 10^{-8}$ до $1 \cdot 10^{-2}$ сек или градуально нарастающими стимулами продолжительностью до $5 \cdot 10^{-2}$ сек.

Экспериментальные данные аппроксимировались известным эмпирическим уравнением Насонова — Розенталя

$$i = \frac{a}{i^n} + b$$

или уравнением аккомодационной зависимости

$$\frac{V}{V_0} = \frac{t}{\lambda} + 1,$$

где i — сила раздражающего тока; t — время раздражения; a , b и n — константы уравнения, причем a характеризует пороги возбудимости в области кратких стимулов раздражения, а b — в области длительных стимулов; константа n — тангенс угла наклона логарифмированной кривой напряжение—время; V_0 — порог возбудимости при мгновенно нарастающем длительном стимуле; V — порог возбудимости при градуально нарастающем стимуле и λ — константа аккомодации.

Результаты опытов, сгруппированные по комбинациям и возрасту, были подвергнуты статистической обработке: вычислено среднее значение константы b кривой сила—длительность, взвешенное соответствующим числом измерений порогов возбудимости для каждой комби-

нации. Для области стимулов, где кривая сила — длительность с достаточной степенью точности описывается уравнением

$$i = \frac{a}{t^n},$$

т. е. когда

$$\frac{a}{t^n} \gg b,$$

произведено вычисление констант a и n способом наименьших квадратов. Достоверность различия между комбинациями по указанным константам определялась последовательным анализом дисперсий двух эмпирических кривых к теоретическим регрессиям аргументом распределения Стьюдента.

Таблица

Значимость случайных различий (в %) констант возбудимости (в мв × мсек) и (в мв) у леггорнов, австралорнов и их гибридов

Комбинации	Комбинации и значения констант возбудимости					
	легг. × легг.	австр. × австр.	легг. × австр.	австр. × легг.	(легг. × австр.) × легг.	(легг. × австр.) × австр.
1960 г. Возраст 2,5 месяца						
	$a = 8,50$ $b = 64,0$	7,28 46,7	—	—	—	—
легг. × легг.	—	<1,0 <0,1	—	—	—	—
австр. × австр.	<1,0 <0,1	—	—	—	—	—
1961 г. Возраст 3,5 месяца						
	$a = 10,97$ $b = 99,0$	8,21 59,8	9,78 95,2	10,91 102,6	—	—
легг. × легг.	—	<1,0 <0,1	>2,0 >5,0	>5,0 >5,0	—	—
австр. × австр.	<1,0 <0,1	—	>2,0 <0,1	<1,0 <0,1	—	—
легг. × австр.	>2,0 >5,0	>2,0 <0,1	—	>2,0 >5,0	—	—
австр. × легг.	>5,0 >5,0	<1,0 <0,1	>2,0 >5,0	—	—	—
1962 г. Возраст свыше 5 месяцев (половозрелые)						
	$a = 14,33$ $b = 126,2$	9,47 91,6	13,61 124,0	13,04 117,1	13,97 128,2	13,46 111,0
легг. × легг.	—	<0,1 <0,1	<1,0 >5,0	<0,1 >1,0	>2,0 >5,0	>5,0 <0,1
австр. × австр.	<0,1 <0,1	—	<0,1 <0,1	<0,1 <0,1	<0,1 <0,1	<0,1 <1,0
легг. × австр.	<1,0 >5,0	<0,1 <0,1	—	>1,0 >5,0	>5,0 >5,0	>5,0 <0,1
австр. × легг.	<0,1 >1,0	<0,1 <0,1	>1,0 >5,0	—	<0,1 <1,0	>2,0 >5,0
(легг. × австр.) × легг.	>2,0 >5,0	<0,1 <0,1	>5,0 >5,0	<0,1 <1,0	—	>5,0 <0,1
(легг. × австр.) × австр.	>5,0 <0,1	<0,1 <1,0	>2,0 <0,1	>2,0 >5,0	>5,0 <0,1	—

Из приведенных в таблице данных следует, что константа b больше у леггорнов, чем у австралорпов. Различия статистически достоверны и стабильны, поскольку сохраняются в течение трех генераций и на разных стадиях онтогенеза, хотя при этом абсолютное значение константы b меняется. У леггорнов и гибридов F_1 константы b по своему среднему абсолютному значению не различаются; не было также обнаружено достоверных различий между реципрокными гибридами F_1 . Константа b австралорпов достоверно меньше, чем у леггорнов и гибридов F_1 .

Принципиально аналогичные, хотя несколько более сложные, отношения наблюдаются при характеристике константы a .

Приведенные материалы позволяют сделать вывод, что в F_1 доминирует признак леггорнов, а именно более высокие пороги возбудимости. Причем по константе a возможно промежуточное наследование, но также с преобладанием признака леггорнов. (Неполное доминирование леггорнов по величине константы a обнаруживается только при помощи дисперсионного анализа регрессий.)

Анализ материалов серии обратных скрещиваний подтвердил в общем, что доминирует признак леггорнов, однако характер наследования констант a и b различен. Это особенно хорошо видно при сопоставлении комбинации, полученной путем анализирующего скрещивания (легг.Хавстр.)Хавстр. со всеми другими комбинациями этой серии. Теоретически анализирующее скрещивание могло дать группу с промежуточными значениями констант a и b сравнительно с исходными линиями леггорнов и австралорпов, если бы в этой группе произошло моно- или дигибридное расщепление. В опыте же наблюдались более сложные отношения: константа a комбинации (легг.Хавстр.)Хавстр. статистически не отличалась от таковой леггорнов, константа b заняла статистически достоверное промежуточное положение между комбинациями легг.Хлегг., (легг.Хавстр.)Хлегг., с одной стороны, и австр.ХХавстр. — с другой.

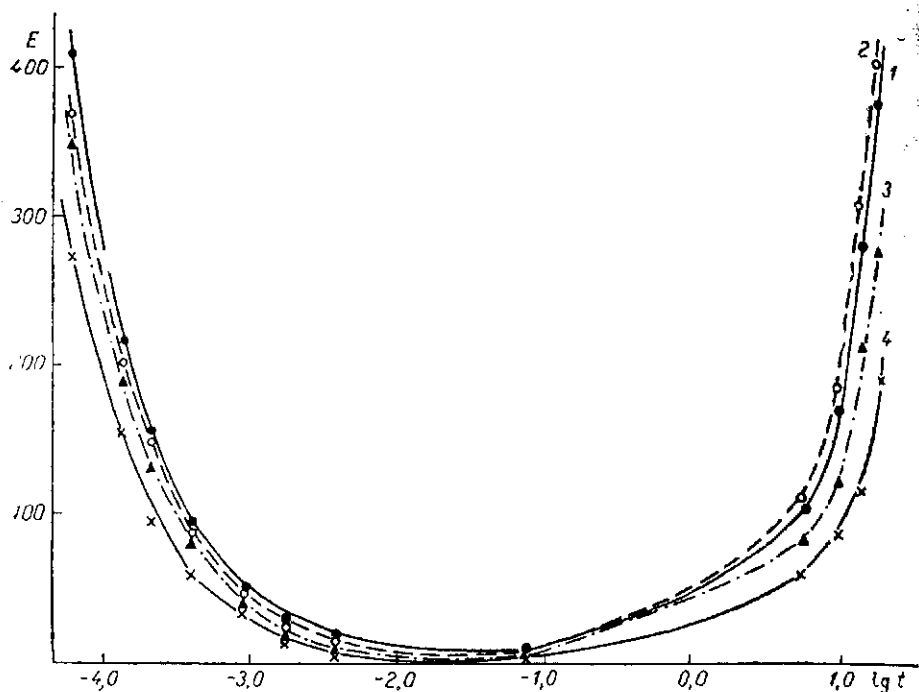
Анализ характера распределения константы b методом χ^2 и статистическими моментами четвертого порядка показал, что распределение значений b является нормальным во всех комбинациях, кроме (легг.ХХавстр.)Хавстр., для которой χ^2 оказался больше χ^2_{01} , и показатель эксцесса равен $-0,93 \pm 0,38$.

Изложенное позволило предположить, что различие по величине константы b между леггорнами и австралорпами зависит от ограниченного числа генов, возможно одной пары аллелей. Характер же наследования константы a свидетельствует о полигенном детерминировании (Головачев, 1964а, б).

Некоторые обстоятельства (характер наследования константы n , степень влияния цитоплазматических факторов) требуют еще экспериментального разрешения, однако полученный на нашем материале феномен разного характера наследования констант a и b несомненен. Это явление согласуется с представлениями о том, что накопление энергии порогового стимула различно для разных длительностей и кривая сила — длительность является сложной (Гольдбурт и Макаров, 1955; Макаров, 1963).

Действительно, как следует из рисунка, кривая зависимости пороговая энергия — длительность в комбинации (легг.Хавстр.)Хавстр. в области кратких стимулов практически совпадает с кривыми для комбинаций легг.Хлегг. и (легг.Хавстр.)Хлегг., а в области стимулов, превосходящих полезное время, занимает промежуточное положение, свидетельствуя о том, что разные временные диапазоны этой кривой детерминируются разными системами генов.

Обращает на себя внимание факт, что в области физиологически адекватных длительностей минимум пороговой энергии практически совпадает у всех комбинаций независимо от их генотипа. Является ли это следствием стабилизирующего отбора, направленного на физиологический гомеостаз нервного импульса на уровне генотипа как системы или это обусловлено некоторыми случайными факторами, должны показать будущие исследования.



Зависимость между пороговой энергией раздражающего стимула (E , относит. величины) и временем порогового электрического раздражения ($\lg t$, мсек) у леггорнов (1), австралорпов (4) и гибридов (легг. \times австр.) \times легг. (2), (легг. \times австр.) \times австр. (3).

Константа аккомодации λ и константы уравнения a , b и n кривой сила — длительность связаны выражением

$$\lambda = x \sqrt[n]{\frac{a}{b}},$$

где x — коэффициент пропорциональности (Головачев, 1965). Поэтому представлялось интересным изучить непосредственно характер межпородных различий константы λ и характер ее наследования. В одной из специальных серий экспериментов было показано, что λ леггорнов (16, 95 мсек) меньше λ австралорпов (27, 78 мсек), а λ реципрокных гибридов F_1 наследуются по типу неполного доминирования «признака леггорнов» (18, 18 и 19, 23 мсек). Результаты статистически достоверны и подтверждают данные С. Е. Рудашевского (1958).

Таким образом, совершенно очевидно, что физиологическая зависимость между параметрами возбудимости имеет свое генетическое выражение. Поскольку методические условия при аккомодометрии и хрониксиметрии различны, то принципиальная однозначность результатов свидетельствует о том, что физические артефакты при раздражении нервного ствола током (разница сопротивлений нервного ствола, шум

тирующих паразитных сопротивлений и т. п.) не определяют изученных явлений.

ВЫВОДЫ

1. Пороги возбудимости двигательных нервных волокон седалищного нерва у кур пород леггорн и австралорп определяются генотипом животных.

2. Доминирующим является признак леггорнов — «более высокие пороги возбудимости».

3. Различия в величинах порогов возбудимости в области кратких стимулов раздражения определяются полигенно, а в области длительных стимулов раздражения — ограниченным числом генов, т. е. уровни порогов возбудимости для кратких и длительных стимулов определяются разными генетическими системами.

4. Величины порогов возбудимости при градуально нарастающих стимулах наследуются промежуточно, с неполным доминированием признака леггорнов — «более высокие пороги возбудимости».

ЛИТЕРАТУРА

- Веренинов А. А. 1959. «Цитология», 1, 4: 453—458.
Веренинов А. А. 1960. «Цитология», 2, 1: 89—93.
Головачев Г. Д. 1964а. Вестник ЛГУ, 21: 122—129.
Головачев Г. Д. 1964б. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 3—4.
Головачев Г. Д. 1965. Вестник ЛГУ, 21: 94—101.
Гольдбурт С. Н. и Н. О. Макаров. 1955. Проблемы физиол. оп., 11: 236—254.
Макаров Н. О. 1963. «Биофизика», 8, 1: 69—74.
Насонов Д. Н. и Д. Л. Розенталь. 1956. Физиол. журн. СССР, 42, 1: 78—87.
Рудашевский С. Е. 1958. Вестник ЛГУ, 15: 140—143.

К ВОПРОСУ О РОЛИ ПОВЕДЕНИЯ КАК ФАКТОРА МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Л. З. Кайданов

Поведение, выступающее как совокупность ответных реакций организма на внешние и внутренние раздражители, есть важнейшая форма проявления жизнедеятельности животных. По словам И. И. Шмальгаузена, «развитие органов чувств, централизация нервной системы и развитие высших координационных центров означают приобретение приспособлений, дающих огромные преимущества в борьбе за существование и сохраняющих свое значение в любых условиях, в любой среде и при любых ее изменениях» (1946, стр. 369).

Существенный результат эволюционного процесса состоит в постепенной автономизации развития, в ограничении зависимости организма от случайных колебаний внешней среды на основе механизмов физиологического гомеостаза. В ходе прогрессивной эволюции пределы норм реакций кровеносной, дыхательной, выделительной и прочих систем организма становятся заданными все более жестко, в то же время нормы реакций поведенческих признаков непрерывно расширяются. Совершенствование высших отделов центральной нервной системы обуславливает увеличение удельного веса индивидуального опыта, связанного с выработкой в онтогенезе систем условных рефлексов; поведение становится высшей формой активной адаптации (Северцов, 1945; Павлов, 1937; Орбели, 1945; Шмальгаузен, 1946; Лобашев, 1961).